UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
BIBLIOTECA
3 AGO 1970

BOLETIN
de la
Sociedad Argentina de Botánica

VOLUMEN XI AGOSTO 1966 Nº 1

ROL DE LA POLINIZACIÓN ZOÓFILA EN LA EVOLUCIÓN DE LAS ANGIOSPERMAS

por OTTO T. SOLBRIG

Las Angiospermas constituyen el grupo dominante de plantas terrestres y posiblemente lo han sido desde el paleoceno. La causa de este predominio no puede atribuirse a ninguna característica en especial. Sin duda la suma de las características del grupo es responsable del suceso evolucionario de las Angiospermas. Anatómicamente la presencia de vasos en el xilema en todas las especies con excepción de una centena separa a las Angiospermas de todas las otras plantas vasculares. Fuera de las Angiospermas, especies con vasos leñosos se encuentran sólo esporádicamente en tres grupos no emparentados: las Lycopodiales, las Filices, y las Gnetales. Es muy probable que la más eficiente conducción de agua ha asistido materialmente al suceso de las Angiospermas. Otro carácter, y éste exclusivo, es la doble fertilización y el desarrollo de semillas con endosperma. Los primeros pasos en la vida de una planta, ya sea la germinación de esporos o de cigotas, son cruciales en la propagación de la especie. Los embriones de las Angiospermas están mejor protegidos que los embriones de cualquier otro grupo de plantas, no sólo por el endosperma, sino también por el fruto. Este es el resultado de otra característica exclusiva de las Angiospermas: óvulos incluidos en carpelos. Finalmente entre los principales caracteres de las Angiospermas hay que citar la flor, que es el carácter más conspicuo del grupo.

En plantas terrestres inmóviles, la fertilización de los óvulos presenta un gran problema. En los primeros invasores del *habitat* terrestre, alternación de generaciones y presencia de gametófitos bisexuales permitieron fertilización por medio del agua, y el suceso evolucionario de los helechos atestigua la eficiencia de este método. Sin embargo, este sistema de fertilización limita el número de *habitats* que las plantas pueden ocupar, ya que por necesidad están limitadas a lugares hú-

medos. Además la incidencia de autofertilización bajo estas circunstancias debe ser bastante elevada. Esto produce inconvenientes evolucionarios y genéticos al reducir la variabilidad presente en poblaciones. Por lo tanto, el desarrollo de plantas con gametófitos heterotálicos en que el microgametófito es transportado por el viento al megagametófito que es parasítico sobre el esporófito que le dio origen, fue un paso crucial en la evolución de las plantas terrestres.

Este paso condujo por parte de las plantas poseedoras de esta característica (Gymnospermas y Angiospermas) a la invasión y utilización de una serie de nuevo *habitats*. A través de todo el mesozoico, los diversos órdenes de Gymnospermas florecieron. El desarrollo de polen anemófilo, tiene que ser comparado al desarrollo en el reino animal de huevos protegidos por una cáscara dura. Sin estos caracteres, ni las plantas ni los animales, pueden considerarse verdaderamente terrestres.

El sistema de fertilización de las Angiospermas no difiere en forma esencial del de las Gymnospermas. Donde las Angiospermas difieren de las Gymnospermas es en la máxima utilización de las posibilidades que este sistema de fertilización ofrece. Particularmente en la utilización de agentes animales, especialmente insectos, para reemplazar al viento en el transporte del polen.

Las Angiospermas han invadido y conquistado todos los ambientes en que la vida vegetal es posible, con la excepción de plantas flotantes de alta mar. En todos estos diversos ambientes las plantas tienen que ser polinizadas. Para ellos las Angiospermas han producido una fantástica diversidad de formas florales, diversidad que es sólo comparable con la tremenda diversidad de métodos de dispersión de las semillas. A su vez, la formación de nuevas estructuras florales ha favorecido la radiación adaptativa, atestiguada en grupo tras grupo con características florales muy uniformes pero con especies con estructuras vegetales muy diferentes, y muchas veces ocupando *habitats* diferentes. Un buen ejemplo es el de las Compuestas, en que el capítulo es la única estructura común a las más de 20.000 especies de esta familia.

El objeto de este pequeño ensayo es de discutir el rol de la flor respecto al agente polinizante, las modificaciones y adaptaciones de las estructuras florales y las implicaciones evolucionarias a la luz de las fuerzas selectivas operantes.

Ventajas De La Polinización Zoófila

Antes de abordar de lleno el estudio de los varios tipos florales, es importante reflexionar un instante y considerar porque la mayoría de las Angiospermas poseen polinización zoófila (mayormente entomófila). El suceso de las Gramíneas (y el de las Gymnospermas) son testigos de la efectividad de la polinización anemófila y de que este tipo

de polinización no ofrece necesariamente barreras insuperables a la evolución de las plantas que lo poseen. Pero las gramíneas son esencialmente un grupo de plantas de la región templada y subtropical, y con pocas excepciones (en particular las Bambusoideas) de lugares abiertos. En tales circunstancias el viento es un agente polinizante efectivo. La gran parte de las plantas de polinización anemófila conocidas, crecen en lugares abiertos y se encuentran en mayor concentración en

Fig. 1. – El mariposón *Pholus achemon* visitando *Oenothera hookeri*.

las zonas templado-frías. Plantas no gregarias, en medio de una vegetación mixta y densa, tal como la selva tropical, son polinizadas con mayor efectividad por animales. Sin duda la polinización zoófila se convirtió en un mecanismo de gran valor selectivo cuando las Angiospermas ocuparon bosques densos sobre todo tropicales, háyanse originado allí o en otras regiones. El cretácico superior y el paleoceno inferior están caracterizados por la expansión de condiciones tropicales y subtropicales. No es sorprendente encontrar que las Angiospermas, capaces de una polinización efectiva bajo tales condiciones, se expandieron y pasaron a ser el elemento dominante en la vegetación, posición que aun mantienen.

Otro punto que merece ser mencionado es la ventaja de la fertilización cruzada sobre la autofecundación. Autopolinización al no requerir agentes exteriores, es un sistema que asegura la fertilización de las flores. Pero si todas las plantas se polinizaran a sí mismas no existiría sexualidad efectiva, y el ritmo de evolución sería mucho menor, pues dependería enteramente en la presencia de mutaciones favorables como fuente de variabilidad. Pero aún en casos en que la autopolinización es sólo parcial, los individuos alógamos son favorecidos por la selección natural, como ya lo demostró Darwin (1876), y más recientemente Stebbins (1957). La razón es la presencia de mutaciones letales recesivas, que se convierten en homozigotas cuando las plantas son autofecundadas, y también el efecto de heterosis, o vigor híbrido, de combinaciones heterozigotas, ya sea un efecto de sobredominancia o de interacción de genes (Sehgal, 1963). Podemos decir entonces que el hecho de que la polinización cruzada es favorecida por selección, es la razón primaria que ha producido no sólo sistemas genéticos de autoincompatibilidad, pero también las diversas adaptaciones florales para asegurar un agente polinizador. Las Angiospermas han aprovechado en este respecto el medio ecológico al máximo al atraer animales, pero el paso evolucionario crucial fue dado por las Gymnospermas, como ya apuntamos anteriormente.

Si bien la gran mayoría de las Gymnospermas son anemófilas, unas pocas especies son polinizadas por insectos. Entre éstas el caso mejor conocido es el de ciertas Gnetales, donde los óvulos producen una especie de néctar que atrae a los insectos. Esto tiene que haber sido un fenómeno de desarrollo reciente, pues el néctar es una transformación de la gota polinizante producida por los óvulos de las Cycadales, con la cual, estas plantas atrapan el pólen acarreado por el viento. El mecanismo de las Gnetales desaparecería si los carpelos se cerraran, y no puede por lo tanto considerarse precursor al sistema de polinización entomófila de las Angiospermas. Entre las Cycadales, ciertas especies de *Encephalartos*, *Macrozamia*, *Zamia* y *Cycas*, son visitadas por insectos, especialmente coleópteros, que recogen polen. Ninguna de estas especies tiene estructuras para atraer insectos.

Si bien algunos de los puntos básicos, tales como la superioridad de las formas alógamas sobre las autógamas, o el significado de ciertas estructuras florales, han sido aclarados, hay aun mucho que aprender respecto a los mecanismos específicos de polinización en las diferentes especies de Angiospermas. Se necesita saber mucho aun sobre insectos polinizantes, su comportamiento y sus huéspedes, especialmente en zonas fuera de Europa y Norte América, donde se han realizado la gran mayoría de las observaciones hechas hasta la fecha.

Tipos florales

El polen de especies de fertilización cruzada es llevado de flor en flor por diversos agentes, entre los principales se cuentan el viento, el agua, algunos tipos de insectos, algunos pájaros, y algunos murciélagos. De acuerdo con el agente polinizante, las flores adquieren ciertas características, que permiten su clasificación en ciertos tipos. Estos son tipos generales, "con un centro bien definido, pero con márgenes poco claros", como lo ha puesto muy acertadamente van der Pijl (1961). Una clasificación ecológica de los tipos florales necesariamente pone énfasis en el fenómeno usual y no en las excepciones. A pesar de ello, una clasificación de este tipo puede iluminar la marcha de los procesos evolucionarios. En el presente ensayo, he de seguir la clasificación de van der Pijl (1961). Otras clasificaciones han sido propuestas y los tipos aquí dados no son aceptados por todos los investigadores en este campo. Para nuestro objetivo sin embargo esta clasificación bastará plenamente.

Los siguientes tipos florales se pueden distinguir de acuerdo con el agente polinizador de la siguiente manera: 1) **Flores entomófilas,** con los siguientes subtipos: a) *Flores cantarófilas* (polinizadas por coleópteros); b) *Flores sapromiofilas* (polinizadas por moscas); c) *flores melitófilas* (polinizadas por abejas); d) *flores esfingófilas* (polinizadas por polillas nocturnas). 2) **Flores ornitófilas.** 3) **Flores chiropterófilas.** 4) **Flores anemófilas.** 5) **Flores hidrófilas.** 6) **Flores polinizadas por otros agentes.** A pesar de que es el agente polinizante el que determina la clase a la cual una especie pertenece y no los caracteres de la especie, existe una alta correlación entre los caracteres de la planta y el agente polinizante. A continuación enunciaremos los caracteres florales asociados con cada uno de estos tipos florales.

1a) **Flores cantcrófilas.** Coleópteros son atraídos generalmente por la presencia de polen u otras substancias comestibles, tales como pétalos suculentos. Flores de este tipo por lo tanto presentan pocas o ninguna atracciones ópticas, no poseen formas especiales, no poseen efectos tridimensionales, ni tampoco poseen guías nectaríferas. Flores cantarófilas a menudo poseen olores fuertes, de frutas maduras generalmente.

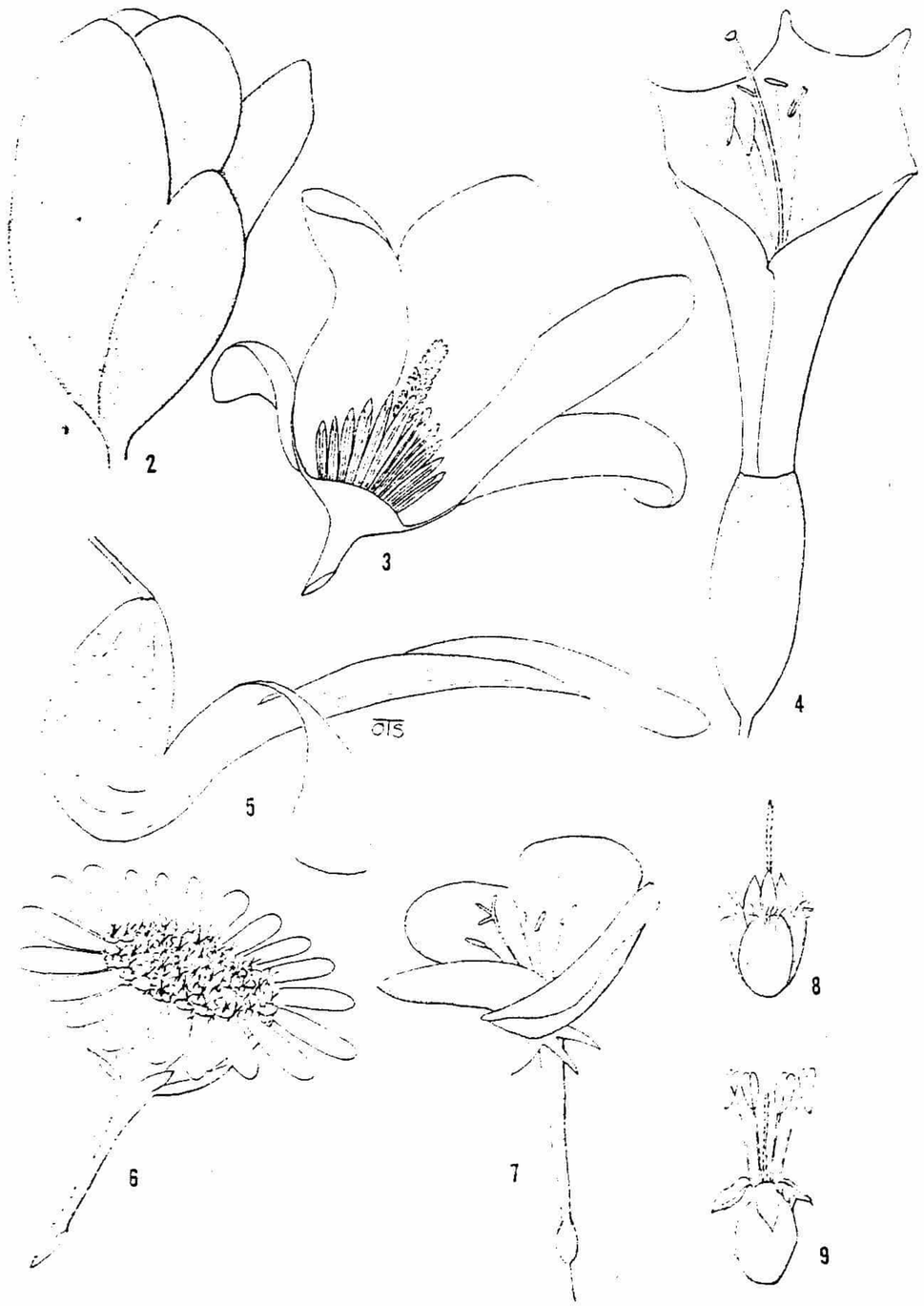

Fig. 2-9. — 2 y 3. Flor de *Magnolia* sp. en vista y corte. Este género es polinizado por escarabajos que penetran la flor cuando está aún cerrada y escapan cuando abre. 4. Flor de *Datura* sp., típica flor polinizada por mariposones nocturnos; nótense como los estambres y estilos sobresalen. 5. Flor de *Aristolochia* sp., flor polinizada por moscas que son atraídas por el olor pútrido. 6. El capítulo de las compuestas es polinizado por escarabajos básicamente (aunque también por otros insectos), nótese la facilidad para el "aterrizaje" de los insectos. 7. Flor de *Oenothera*, polinizada por mariposas y mariposones. 8 y 9. Flores de *Plantago*: polinización anemófila.

a veces de substancias aminoides. El tamaño varía, a veces como en el caso de *Magnolia* la flor es grande; en otros casos como en muchas Compuestas, las flores están agregadas en inflorescencias. Ejemplos: *Magnolia grandiflora* (Heiser, 1962), *Calycanthus occidentalis* (Grant, 1950 a), *Victoria regia*, etc.

1 b) **Flores sapromyofilas.** La simetría de estas flores es generalmente radial. El color de los pétalos es marrón-pardo o verduzco, y no hay guías nectaríferas; a menudo no ofrecen ninguna substancia alimenticia, en otros casos hay guías nectaríferas; a menudo los pétalos poseen zonas translúcidas ("ventanas"). Una de las características principales es el fuerte olor pútrido de estas flores. En otros casos los pétalos están unidos formando una especie de trampa, con pelos o apéndices florales que impiden la salida de los insectos antes de la marchitez de la corola, como en el caso de *Aristolochia*.

Varias familias han sido afectadas por sapromiofilia, entre las cuales podemos citar las Asclepiadaceas, Aristolochiáceas, Esterculiáceas, Rafflesiáceas, Hydnoráceas, y entre las monocotiladoneas, las Taccáceas, Aráceas, Burmaniáceas, y Orchidáceas. Bien conocidos ejemplos específicos son: *Rafflesia spp.*, *Aristolochia gigas*, etc.

1 c) **Flores melitófilas.** Uno de los grupos más numerosos y también menos definidos. El néctar generalmente se encuentra fuera de la vista de los insectos; las corolas son generalmente soldadas y zygomorfas; los estambres transformados y reducidos en número; existen guías nectaríferas y plataformas para el aterrizaje de las abejas; y en general complicados mecanismos de polinización. Existen buenos datos experimentales de que las abejas pueden distinguir diseños numéricos (von Fritsch, 1954), y flores de este tipo poseen seis pétalos o menos generalmente. Las corolas generalmente son azules o coloreadas, a menudo con dibujos y diseños. Guías nectaríferas son comunes en este tipo de flor. Ejemplos bien conocidos son la alfalfa (*Medicago sativa*, Burkart y Ragonese, 1933), espuela de caballero (*Delphinium* spp.), *Viola*, *Verbena*, *Salvia*, y en general especies de Verbenáceas, Scrophulariáceas, Labiadas y Leguminosas.

1 d) **Flores esfingófilas.** Flores polinizadas por mariposas nocturnas (polillas) generalmente poseen un olor dulzaino fuerte; el color es blanco o verduzco; la forma no es necesariamente actinomorfa pero tampoco es muy zigomorfa, generalmente con un tubo corolino muy angosto o con "espuelas" (spurs); el borde del tubo corolino a menudo está doblado hacia atrás de manera que no ofrece lugar para el aterrizaje y asentamiento de los insectos; las anteras a menudo son movibles. De acuerdo a van der Pijl (1961) éste es un tipo de flor particularmente abundante en zonas tropicales, a pesar de que muchas especies de Cactáceas, Onagráceas, Cappariáceas, y Solanáceas, entre otras familias de las regiones templadas, son polinizadas por mariposas noc-

turnas. Ejemplos: *Oenothera* spp. (Gregory, 1963), *Convolvulus sepium*, *Datura* spp., etc.

2) **Flores ornitófilas.** Aves que revolotean, en especial colibríes, son las que producen polinización en el Nuevo Mundo. En el Viejo Mundo aves que se apoyan sobre las plantas son los agentes polinizantes en este tipo de flor. Consecuentemente, flores ornitófilas en las Américas no poseen los cetros que uno encuentra en flores ornitófilas en otras partes del mundo. Los principales caracteres de las flores ornitófilas son: antesis diurna; ausencia de perfume; colores intensos, generalmente rojos, o colores que ofrecen fuertes contrastes; no hay guías nectaríferas; el néctar se encuentra en la parte profunda de la flor y es copioso; reducción del margen de la corola con tendencia a flores tubulosas; el estigma y los estambres son salientes en forma de pincel y mecánicamente son muy fuertes; la flor es maciza y sólida debido a engrosamientos y fusión de partes; a menudo hay sistemas capilares de conducción para el néctar. Ornitofilia es común en especies de diversas familias, como por ejemplo *Fuchsia* spp. (Onagraceae); *Cantua buxifolia* (Polemoniaceae); *Salvia splendens* (Labiatae); *Aquilegia* ssp. (Ranunculaceae); *Erythrina* ssp. (Leguminosae), tanto las especies del Viejo como las del Nuevo Mundo; etc.

3) **Flores chiropterófilas.** También aquí tenemos el desarrollo independiente de flores polinizadas por murciélagos en el Viejo y Nuevo Mundo. Los murciélagos fitófagos del Nuevo y Viejo Mundo a su vez también han evolucionado independientemente. Los murciélagos fitófagos Americanos descienden de formas insectívoras. Los murciélagos fitófagos del Viejo Mundo probablemente han dado origen a las formas insectívoras. A pesar de ello no podemos encontrar diferencias en las características generales de las flores polinizadas por murciélagos en el Viejo Mundo y en las Américas. A menudo especies de la misma familia y hasta del mismo género (*Parkia*) son polinizadas por murciélagos en América y en África por ejemplo. Esto parecería indicar que estos grupos estaban preadaptados a la polinización por murciélagos. Las características de flores chiropterófilas son: antesis nocturna; color blanco o verduzco, a veces rosa o rojo-oscuro; flores o inflorescencias muy fuertes; cantidades abundantes de néctar, hasta 15 cm^3 por flor; olor fuerte, de substancias en fermentación (especialmente olor a fruta fermentada); grandes cantidades de polen; flores alejadas del follaje para permitir la fácil llegada de los murciélagos, o en otros casos florecimiento en la primavera antes de la producción de follaje. Flores polinizadas por murciélagos a menudo son cauliflloras o flagelifloras. Buenos ejemplos son: *Kigelia africana* (Harris and Baker, 1958), *Ceiba pentandra* (Baker and Harris, 1959), *Parkia* spp. (Baker and Harris, 1957), *Adansonia digitata* (Harris and Baker, 1959), etc.

Fig. 10 y 11. — Arriba: *Celerio lineata* polinizando *Oenothera deltoides* en California; abajo: *Phlegothontius quinque* polinizando *Oenothera albicaulis*, en Alpine, Texas.

4) **Flores anemófilas.** Estas son flores sin colores llamativos; sin perfume u olor de ninguna clase; sin néctar; sin pétalos, o con pétalos muy reducidos; los estambres y el estigma sobresalen y están expuestos al viento; generalmente las plantas son dioicas; el polen posee superficies pulidas y a menudo sacos aéreos; y es producido en grandes cantidades. Anemofilia es común en muchas familias pero es particularmente abundante en las zonas templado-frías. Ejemplos conocidos son: *Quercus* spp., *Populus* spp., *Juglans australis, Ambrosia* spp., *Platanus* spp., la gran mayoría de las Gramíneas, Cyperáceas y Juncáceas, *Typha* spp., etc.

5) **Flores hidrófilas.** Corrientes de agua son los agentes polinizantes en ciertas especies acuáticas. Las flores en estos casos son inconspicuas, sin color u olor y unisexuales. A veces el polen es llevado por la corriente de una planta a la otra, en otros casos toda la flor masculina es transportada a la flor femenina. Además en ciertas especies terrestres que habitan climas muy húmedos y fríos en que hay falta de insectos, tal como en el caso de *Caltha* (Ranunculaceae) gotas de lluvia son los agentes que transportan el polen de los estambres a los estigmas. Este sistema produce generalmente autofertilización, pero la dispersión de gotas de lluvia puede producir a veces polinización cruzada. Con este sistema, el ciclo evolucionario ha dado una vuelta completa, y el sistema de fertilización de las primeras plantas terrestres se ha vuelto a repetir en un plano evolucionario más elevado. Ejemplos: *Zannichelia* spp., *Naias* spp., *Vallisneria* spp., etc.

Otros tipos. Hay informes en la literatura de flores polinizadas por pequeñas polillas, mariposas, hormigas, caracoles, y hasta ranas. Las flores polinizadas por polillas pequeñas muestran las mismas características que las que son polinizadas por mariposones nocturnos; flores polinizadas por mariposas son coloreadas, tienen guías nectaríferas, tubo corolino largo, y borde de la corola pequeño; son diurnas y efímeras. Los otros agentes mencionados, no son suficientemente abundantes para ser de importancia.

Evolución de la polinización zoófila

Muchas familias, tribus, y géneros de Angiospermas poseen una gran diversidad de formas florales. Las características florales en cada línea filética son la expresión de complejos génicos reunidos por selección natural. La diversidad de formas florales en las Angiospermas en general, es el resultado de diferentes fuerzas selectivas en las diversas líneas evolutivas. El principal factor selectivo en la formación de la flor es sin duda el agente polinizante. Tipos florales diferentes en especies emparentadas filogenéticamente pueden ser interpretados como el resultado de radiación adaptativa con respecto al agente polinizante (Grant, 1961). Así, por ejemplo, en la familia Salicaceae, que es básicamente anemófila, el género *Salix* ha revertido a la polinización entomófila. El cambio ha producido una serie de modificaciones típicas de flores entomófilas, tales como glándulas nectaríferas, atractivos colores, un amento rígido, etc. (fig.). Grant (1961) ha hecho un censo de los sistemas de polinización de la familia Polemoniaceae. En esta familia de sólo 18 géneros y 322 especies hay 9 tipos de polinización en diferentes especies: flores polinizadas por abejas, mariposas, mariposones nocturnos (Lepidoptera-Sphingideae), moscas (Diptera-Bombilideae), escarabajos, pájaros, murciélagos, flores autógamas, y flores cleistógamas. De los principales tipos de polinización de las Angiospermas sólo anemofilia falta en las Polemoniáceas. Sin duda otras familias muestran una diversificación similar (ej. Scrophulariaceae, Labiatae, Onagraceae, etc.). Es el grupo excepcional el que está restringido a un solo agente polinizante (ej. Gramineae, Cyperaceae).

Ciertas especies están adaptadas completamente o en gran parte a un agente polinizador único. Tal adaptación parecería ser ventajosa para la planta, pues asegura polinización con un gasto mínimo de polen, y permite una especialización de las estructuras florales para poder de tal manera hacer uso máximo del agente polinizador. Muchas especies polinizadas por agua o por viento están en tal categoría, y el suceso de familias tales como las Ciperáceas y las Fagáceas, son ejemplos elocuentes de que una estrecha adaptación a un agente polinizante no ha impedido su suceso evolucionario. Por el otro lado, adaptaciones estrechas a un insecto, pájaro, o murciélago polinizador, son mucho menos frecuentes. Ejemplos bien conocidos son el género *Yucca* y la polilla *Tegitucula* (= *Pronuba*) y el género *Ficus* y la avispa *Blastophaga*. Baker (1961) mantiene que el pequeño número de especies de *Yucca* (aproximadamente 30) comparadas con las más de 275 especies de *Agave*, un género muy emparentado, se debe a la dependencia de *Yucca* de la polinización por la polilla *Tegitucula*. *Agave* es polinizado por diversas especies de abejas y polillas. Por el otro lado, la estrecha adaptación de *Ficus* a la polinización por especies de *Blastophaga*, no ha impedido la especiación del género *Ficus*. En efecto, es éste uno de los géneros más versátiles y más difundidos en los trópicos, con más de 700 especies. Si bien son pocas las especies de *Ficus* en que el sistema de polinización tan especial del género ha sido estudiado, en todas las especies investigadas se lo ha hallado. Dos especies argentinas investigadas son polinizadas por especies de estas avispas (Cabrera, com. pers.). La diferencia en el número de especies de *Yucca* y *Agave* no puede por lo tanto ser atribuida categóricamente al diferente grado de especialización con respecto al agente polinizador.

La razón por la cual especializaciones estrechas a agentes polinizadores animales es rara comparada con adaptaciones a polinización anemófila o hidrófila no es clara. Una posible explicación es que una

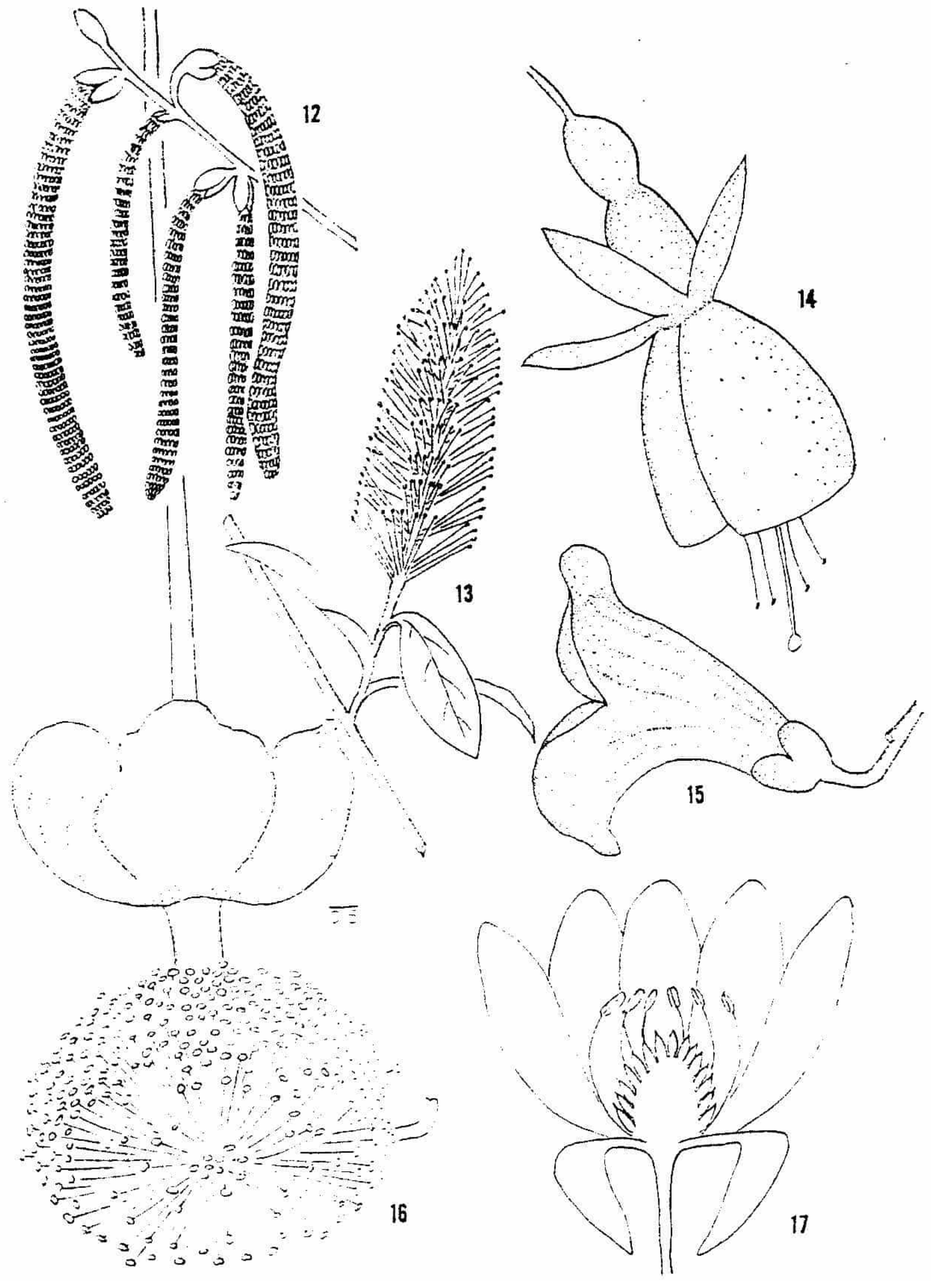

Fig. 12-17. — 12. Inflorescencia de *Populus* sp., característica de polinización anemófila. 13. Inflorescencia de *Salix*; este género ha revertido a la polinización entomófila: nótese como la inflorescencia ha adquirido rigidez. 14. Flor de *Fuchsia*, típica flor ornitofila, nótense los estambres y estilos sobresalientes y péndulos y el pedúnculo engrosado. 15. *Kigelia africana*, flor polinizada por murciélagos. 16. *Ceiba pentandra*, también polinizada por murciélagos, nótese como la inflorescencia está separada de la planta y el estilo engrosado. 17. Corte de *Caltha* sp., esta planta es polinizada por el agua.

flor primitiva, adaptada a la polinización entomófila en un sentido amplio, es visitada por muchos insectos. Si bien ciertos insectos son más eficientes que otros como polinizadores, la presión selectiva ejercida no es muy fuerte y por lo tanto los cambios morfológicos de la flor para adaptarse al mejor agente no son muy acentuados. Por el otro lado, adaptaciones a polinización por agua o viento excluyen otros agentes, una vez que ciertos cambios (tal como reducción del tamaño de la corola) se han producido. Una vez alcanzado el punto de exclusión de otros agentes, los cambios que se producen son probablemente muy acelerados, y todos en la misma dirección. Verificación de estas ideas requiere la presencia de flores fósiles, que como es sabido son notables por su rareza.

Ciertos cambios indisputables han ocurrido sin embargo como resultado de la fuerza selectiva impuesta por insectos polinizantes. Algunas de estas modificaciones han sido adaptaciones para aumentar la efectividad del insecto visitante; otras han sido modificaciones para defenderse de los efectos nocivos de estos insectos. Así, por ejemplo, el carpelo cerrado de las Angiospermas es, de acuerdo a algunos autores, el resultado de la selección de mutuaciones en un primitivo grupo de "pre-Angiospermas" para protejer a los óvulos contra la masticación de coleópteros. También se ha mantenido que la flor hermafrodita ha sido seleccionada para permitir la polinización entomófila. Especies dioicas, son muy ineficientes como flores entomófilas, pues requieren una alteración de visitas a flores masculinas y femeninas. No es de sorprender entonces, que una gran mayoría de las flores dioicas son anemófilas (aunque hay notables excepciones, como por ejemplo *Baccharis*). La aparición de flores con ovario ínfero es también concebida como una adaptación para protejer los óvulos contra daños producidos por insectos fitófagos, en especial aquí también, coleópteros (Grant, 1950 b).

Otros cambios han sido producidos por insectos polinizantes especializados. Entre ellos la reducción en el número de pétalos, estambres, y carpelos; la fusión de los carpelos para formar un ovario compuesto con un estigma más o menos centralizado; la fusión de los pétalos para formar la corola tubular, con el néctar escondido en la parte interior y hacia la base, de donde puede ser retraído solamente por insectos con proboscis alargadas. Esta última modificación tiene el efecto de excluir del néctar a las moscas y escarabajos, y es una especialización para solamente permitir la visita de insectos con un alto desarrollo de sus sentidos, de tal manera que pueden reconocer formas florales, y que pueden aprender que ciertas formas florales esconden en su interior fuentes alimenticias (néctar y polen). Estos insectos son las abejas, las polillas y un grupo de dípteros, los Bombilideae. Estos insectos avanzados van de flor en flor de la misma especie y, en consecuencia, efectúan polinización con un mínimo gasto de polen. De acuerdo a ciertos

autores, la corola tubular marcaría la transición entre polinización promiscua por insectos no especializados y polinización por insectos especializados con "constancia" en sus visitas. La corola tubular, de acuerdo a este punto de vista, es una adaptación a un número restringido de polinizadores especializados. A su vez, los insectos a los cuales estas flores avanzadas (tales como Scrophulariaceae, Labiatae, Gentianaceae, Acanthaceae, etc.) se han especializado, también han cambiado su dieta y se han especializado a unas pocas fuentes de néctar y polen. Insectos primitivos como los escarabajos, son polífagos, mientras que las abejas son oligolécticas y aun monolécticas, esto es, restringen su dieta a una especia a la vez, o en el caso de especies monolécticas, la especie visita sólo una especie vegetal. Esta doble especialización no ha producido una paralización en la evolución de los grupos donde ha ocurrido. Por el contrario, toda una serie de familias bien desarrolladas poseen este carácter, entre ellas las Ericáceas, Solanáceas, Polemoniáceas, etc. (Lo mismo puede decirse en el caso de las abejas. Para una discusión desde el punto de vista entomológico véase Linsley 1958, y Linsley y Mc Swain, 1958).

La evolución de las Sympetalae no puede explicarse sin embargo exclusivamente como la adaptación a un tipo de polinizador especializado. Ni siquiera la evolución de la flor en estos grupos puede atribuirse exclusivamente a esta causa. Un buen ejemplo es el de la familia Compositae. Como es bien sabido, la "flor" de las Compuestas, es en realidad un pseudantio, esto es, una agregación de flores en una inflorescencia muy compacta, el capítulo, que simula una flor. La flor verdadera, es tubular y de ovario ínfero. De acuerdo a un punto de vista dogmático, y de acuerdo a lo que se ha expresado anteriormente, la flor de las Compuestas sería el resultado de selección para proteger la flor contra insectos masticantes (ovario ínfero) y para atraer sólo insectos especializados (corola tubular). Pero en realidad el capítulo de las Compuestas, que es la "flor" desde el punto de vista funcional, es un ejemplo típico de flor promíscua. Es rara la especie que no es visitada por un gran número de insectos, incluyendo coleópteros, moscas, abejas, avispas y abejorros, como en el caso de *Gutierrezie sarothrae* (Solbrig, 1963). El capítulo de las Compuestas es sin duda el resultado de otras fuerzas selectivas. Entre ellas la protección ofrecida por las brácteas involucrales. Al proteger a la flor, han permitido la transformación del caliz en pappus y sus inumerables adaptaciones para la dispersión de las semillas. El pappus y la efectiva dispersión de las semillas son características típicas de las Compuestas. Los antecesores de la familia tienen que haber tenido flores tubulares. No se sabe si eso es el resultado de adaptación a la polinización por insectos avanzados tales como abejas, o si las Compuestas adquirieron flores tubulares antes de la aparición de las abejas en el terciario inferior. Si la primera alternativa es correcta, ha habido aquí un cambio en la ten-

Fig. 18-19. — Arriba: *Epomorphorus gambianus* en *Parkia clappertiana*, en Ghana. Abajo: *Eidolon helvum* polinizando *Ceiba pentandra*, en Ghana (fotos cortesía del Dr. Herbert Baker).

dencia hacia la especialización en el agente polinizador demostrada por las Angiospermas, pues las Compuestas han vuelto a un tipo de polinización promiscua. Fósiles de Compuestas son conocidos desde el Mioceno, y esta evidencia parecería mantener la primera alternativa. Sin embargo, la ausencia de fósiles de Compuestas antes del Mioceno no es necesariamente una indicación de que no existieron Compuestas en épocas anteriores. El material del Mioceno de Oregón corresponde al género *Ambrosia* (Graham, 1963). Este es uno de los géneros más avanzados y está caracterizado por polinización anemófila. Por lo tanto, es muy probable que el origen de la familia se remonta a eras anteriores. Si la familia se diferenció en el Cretácico, la flor-tubular de las Compuestas es el resultado de otras fuerzas selectivas, pues los insectos avanzados aun no habían sido diferenciados entonces (Carpenter 1947, 1954).

Hemos mencionado que las flores de polinización animal son visitadas por más de un tipo de polinizador. Esto es cierto aun en el caso de flores altamente especializadas. Baker (1961) cita el caso de *Kigelia africana*. Esta especie posee flores típicamente chiropterófilas y es polinizada por murciélagos regularmente. Sin embargo, también es visitada regularmente por polillas de la especie *Nephele van* en Africa occidental. Igualmente, especies de *Adansonia* y *Ceiba* de la familia Bombacaceae, también típicamente chiropterófolas, son visitadas por abejas en la madrugada; *Mirabilis froebeli*, una especie ornitófila de los Estados Unidos, es visitada por polillas y abejas, y lo mismo ocurre con *Lilium humboldtii*, otra especie ornitófila, que es visitada por mariposas (Baker, 1961). Cada una de estas especies posee características por la cual es designada como flor "ornotófila", o "chiropterófila", pero cada una es visitada por otras especies. Parecería que en este caso los pájaros, y los murciélagos son los polinizadores más eficientes, y que la selección natural ha producido aquellas características que atraen pájaros y murciélagos. Pero no podemos excluir la posibilidad de que los otros polinizadores son más recientes. Más observaciones son necesarias y métodos, no sólo para medir polinización, sino también la efectividad de un agente polinizador.

Recientemente un esquema general para explicar la evolución de la flor de las Angiospermas basado en el agente polinizador ha sido presentado por Leppik (1956, 1957). De acuerdo a este ingenioso esquema, la flor ha evolucionado en una serie de pasos. El tipo primitivo poseía un número indeterminado de partes florales, los colores eran colores básicos, y no poseía olores de ninguna clase, ni tampoco néctar. El primer paso en la evolución de esta flor primitiva llevó, de acuerdo a Leppik, a un tipo con un número determinado de partes y con simetría radial. El siguiente paso es la adquisición de una tercera dimensión, resultado de la evolución de un tubo corolino. El último paso en la especialización es una flor que posee las características del tipo anterior, pero con simetría bilateral y aromas específicos, guías polínicas

y colores complejos, a menudo formando diseños. La fuerza selectiva responsable de estos cambios de acuerdo a Leppik, es selección por insectos polinizadores. La aparición a través del tiempo de diferentes órdenes de insectos ha producido en cada caso, de acuerdo a este autor, el reemplazo del tipo anterior de polinizador por el más avanzado y eficiente, y ha resultado en ciertas especies en cambios florales para excluir al polinizador menos eficiente y asegurar al más avanzado. El orden de aparición de los diferentes órdenes de insectos polinizadores es: Coleóptera, Díptera, Hymenóptera y Lepidóptera. Este esquema requiere un origen bastante tardío para muchas familias de Angiospermas, pues ciertos grupos de insectos no aparecen hasta el Terciario medio: Eoceno para las abejas, Oligoceno para las mariposas (Carpenter, 1947, 1954). El esquema de Leppik también asume una evolución unidireccional, cosa que es muy problemática. El ensayo de adaptar este esquema a la familia de las Compuestas (Leppik, 1959) completamente ignora tendencias filogenéticas en la familia, y relaciones entre géneros, y no puede aceptarse como correcto. El ensayo de adaptar este esquema a la evolución de las Cordaitales (Leppik, 1960) está basado en evidencias muy tenues. Sin embargo, si en vez de aceptar este esquema en la forma rígida en que su autor lo ha presentado, se interpreta en término de "tendencias generales", existe cierto mérito en el relativo orden de los tipos florales presentados por Leppik. Estos tipos coinciden en gran parte con las tendencias florales presentadas por De Candolle (1844). La proposición de Leppik de que la fuerza selectiva es el agente polinizador, es un desarrollo positivo sobre el esquema de De Candolle.

Conclusión

En conclusión, a pesar de que el suceso de las Angiospermas no puede atribuirse exclusivamente a la flor, y la polinización más efectiva que la flor ha producido, la flexibilidad de los sistemas de polinización que la flor permite ha jugado sin duda un rol muy importante en el suceso de este grupo de plantas. La adaptación de la flor a los insectos es, sin duda, un fenómeno real. El origen de esta adaptación es indudablemente fortuito, pero una vez originado, ha sido refinado y perfeccionado por selección natural. La gran cantidad de formas y tipos florales es un reflejo de la multitud de maneras en que las especies de Angiospermas han adaptado sus flores al agente polinizador. Sin embargo se debe proceder con cautela al proponer esquemas en que todos los cambios se atribuyen exclusivamente al agente polinizador, y especialmente hay que tener cuidado de no interpretar la evolución floral como procediendo en línea recta.

Gray Herbarium of Harvard University

BIBLIOGRAFÍA

BAKER, H. G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. Quart. Review of Bio. 36: 64-73.
——1963. Evolutionary Mechanisms in Pollination Biology. Science 139; 877-883.
——and B. J. HARRIS. 1957. The pollination of Parkia by Bats and its attendant evolutionary problems. Evolution 11: 449-460.
——and——1959. Bat-pollination of the Silk-Cotton Tree, Ceiba pentandra (L.) Gaertn. (sensu lato), in Ghana. Jour. West African Science Assoc. 5: 1-9.
BURKART, A. y A. Ragonese. 1953. Investigaciones relacionadas con la biologia de la alfalfa bonaerense. Rev. Centro Est. Agron. Bs. As. 26: 54-66.
CARPENTER, F. M. 1947. Early insect life. Psyche 54: 65-85.
——1954. The Geological History and Evolution of Insects. Smithsonian Report for 1953, pp. 339-350.
DARWIN, C. D. 1888. The effects of Cross- and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom. London, 487 pp.
DE CADOLLE, A. P. 1844. Theorie elementaire de la botanique; ou, Exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de decrire et d'etudier les vegetaux. 3rd. ed. Paris. xii, 468 pp.
GRAHAM, A. 1963. Systematic Revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene floras of southeastern Oregon. Am. Jour. Bot. 50: 921-936.
——1949. Pollination systems as isolating mechanisms in flowering plants. Evolution 3: 82-97.
GRANT, V. 1950a. The pollination of Calycanthus occidentalis. Am. Jour. Bot. 37: 294-297.
——1950b. The protection of the ovules in flowering plants Evolution. 4: 179-201.
——1950c. The flower constancy of bees. Bot. Rev. 16: 379-398.
——1961. The diversity of pollination systems in the Phlox family. Recent Advances in Botany, pp. 55-60.
GREGORY, D. P. 1963. Hawmoth pollination in the genus Oenothera. Aliso 5: 357-384.
HARRIS, B. J. and H. G. BAKER. 1958. Pollination in Kigelia africana Benth. Jour. West Africa Scien. Assoc. 4: 25-30.
——1959. Pollination of flowers by bats in Ghana. Nigerian Field 24: 151-159.
HEISER, C. B. 1962. Some observations on pollination and compatibility in Magnolia. Proc. Indiana Acad. Scien. 72: 259-266.
LEPPIK, E. E. 1956. The form and function of numerical patterns in flowers. Am. Jour. Bot. 43: 445-455.
——1957. Evolutionary relationship between entomophilous plants- and anthophilous insects. Evolution 11: 466-481.
——1960. Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae. Arch. Soc. Fenn. "Vanamo" 14: 162-181.
——1960. Early Evolution of flower types. Lloydia 23: 72-92.
——1963. Fossil evidence of floral evolution. Lloydia 26: 91-115.
LINSLEY, E. G. 1958. The ecology of solitary bees. Hilgardia 27: 543-599.
——and J. W. MacSwain. 1958. The significance of floral constancy among bees of the genus Diadasia. Evolution 12: 219-223.
SEHGAL, S. M. 1963. Effects of teosinte and "Tripsacum" introgression in maize. Bussey Inst. of Harvard Univ. Publ., 63 pp.
SOLBRIG O. T. 1964. Infraspecific variation in the Gutierrezia sarothrae complex (Compositae-Astereae). Contr. Gray Herb. Harvard Univ. 193: 67-115.
STEBBINS, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. Am. Nat. 91: 337-354.
VON FRISCH, . 1954. The dancing bees. An account of the life and senses of the honey bee. London. 183 pp .
VAN DER PIJL, L. 1961. Ecological Aspects of flower evolution. Evolution 15: 44-59.